动 物 学 研 究 2013，Jun. 34(3): 209−213 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research DOI:10.11813/j.issn.0254-5853.2013.3.0209

虎纹蛙蝌蚪对同域分布两种蝌蚪的食物选择

韦 力[1]，林植华[1,*]，赵仁友[2]，陈世通[2]

1. 丽水学院 生态学院，浙江 丽水 323000；
2. 丽水九龙国家湿地公园 管理处，浙江 丽水 323000

摘要：该文以虎纹蛙 (*Hoplobatrachus chinensis*) 蝌蚪为研究对象，检测其作为捕食者对同域分布两种不同类型 (可口性和非可口性) 猎物蝌蚪 (黑眶蟾蜍和黑斑侧褶蛙)的食物选择及行为响应。结果表明，由于该两种被捕食物种在面对其共同捕食者或天敌时采取不同的反捕食策略 (化学防卫及行为表现)，即虎纹蛙蝌蚪在进食具有毒素的黑眶蟾蜍 (*Bufo melanostictus*)蝌蚪后，能够在短时间内减少对这种可口性差的食物的选择，具有短期记忆行为，而黑斑侧褶蛙 (*Pelophylax nigromaculatus*) 蝌蚪能够采用行为防卫机制以减少被捕食风险，因此，虎纹蛙蝌蚪对两种猎物蝌蚪的总体选择不表现明显倾向。该结果为这 3 种两栖类动物的行为生态学研究提供了基础数据。

关键词：无尾类；食物选择；虎纹蛙；黑眶蟾蜍；黑斑侧褶蛙
中图分类号：Q959.5^{+}3 **文献标志码**：A **文章编号**：0254-5853-(2013)03-0209-05

Prey selection by tiger frog larvae (*Hoplobatrachus chinensis*) of two sympatric anuran species' tadpoles

Li WEI[1], Zhi-Hua LIN[1,*], Ren-You ZHAO[2], Shi-Tong CHEN[2]

1. *College of Ecology, Lishui University, Lishui* 323000*, China*
2. *Jiulong National wetland Park management office, Lishui* 323000*, China*

Abstract: We examined the prey selection and behavioral responses of tiger frog *Hoplobatrachus chinensis* larvae exposed to unpalatable and palatable sympatric prey tadpoles, *Bufo melanostictus* and *Pelophylax nigromaculatus*. We found that after a short exposure to the toxic toad tadpoles *B. melanostictus*, predators may learn to decrease going after unpalatable prey, subsequently it seems they may express short-term behavioral memory in order to avoid the toxic prey. In general, *H. chinensis* showed no preference for either any of the two prey species, which may be the result of *P. nigromaculatus* using behavioral performance and chemical defense as antipredatation strategies. These results facilitate further investigation of other aspects of the behavioral ecology of these three anuran species and hint at some potentially interesting possibilities of memory in choice of prey which may suggest further study.

Keywords: Anura; Prey selection; *Hoplobatrachus chinensis*; *Bufo melanostictus*; *Pelophylax nigromaculatus*

捕食作用的进化反映捕食者对食物和能量利益需求的优化选择 (Yamaguchi et al, 2011; Stein, 1977; Cody, 1974; Pulliam, 1974)和被捕食者降低死亡风险的选择 (Johansson et al, 2010; Hossie et al, 2010; Lind & Cresswell, 2005; Stein, 1977; Charnov et al, 1976)。在该种间关系中，捕食者可通过多种方式影响猎物的表型特征，如直接释放化学指示物、非随意猎杀及间接减少猎物种类 (主要目的为减少竞争)等(Van Buskirk et al, 1997; Wellborn, 1994)。另一方面，被捕食者可以通过改变自身的形态特征、行为活动、生境利用和生活史特征等方面来应对天敌所带来的危害 (Orizaola et al, 2012; Tollrian & Harvell, 1999; Schlichting & Pigliucci, 1998; Warkentin, 1995)。例如，被捕食者在捕食者视觉效果较差的生境区域 (如靠近植物)生长并减少活动水平 (Relyea, 2000)，或者在被捕食时自身

收稿日期：2013-01-04；接受日期：2013-01-25
基金项目：国家自然科学基金资助项目 (30970435，31270443)；丽水市科技计划项目 (20110426)
*通信作者 (Corresponding author)，E-mail: zhlin1015@126.com
第一作者简介：男(1979－)，博士，主要从事动物生态学和种群遗传学研究

释放出化学防卫毒素来减少致命危害(Nelson et al, 2011a)。同时，被捕食者也会为自己的反捕食行为付出代价，例如，觅食时间缩短及生长发育速率降低等(Tollrian & Harvell, 1999; Schlichting & Pigliucci, 1998; Kats & Dill, 1998; Lima & Dill, 1990)。

无尾两栖类蝌蚪的捕食关系已有报道。一般认为，蟾蜍属动物，如大蟾蜍 (*Bufo bufo*)和美洲蟾蜍(*B. marinus*)能够通过分泌化学毒素来影响捕食者摄食时的口感(Duellman & Trueb, 1986; Daly, 1995)，同时也表现出明显的集群现象 (Nelson et al, 2011a; Nelson et al, 2011b; Álvarez & Nicieza, 2009; Nelson, 2008)；而蛙科 (Ranidae)和雨蛙科 (Hylidae)物种，如黑斑侧褶蛙 (*Pelophylax nigromaculatus*)、欧洲林蛙(*Rana temporaria*)和灰树蛙(*Hyla versicolor*)等，在面对捕食者时通常表现出相当多的行为反应谱，包括降低活动水平、形成隐蔽保护色以及进行集群生活等。但这些物种与蟾蜍科动物相比缺乏有效的化学防卫措施，因此，更容易成为无脊椎动物和脊椎动物捕食者的捕食对象 (Fei et al, 2009; Relyea, 2002a; Nicieza, 2000)。已有研究表明，在自然条件下捕食者并非随意大量捕食猎物，而是具有一定的选择性，如活动频次高、尾鳍较浅且体形相对较大的蝌蚪往往被捕食的几率较大(Álvarez & Nicieza, 2006; Relyea, 2001; Van Buskirk & Relyea, 1998)。而捕食者分泌的化学警示物及种内个体竞争均会降低蝌蚪活动水平，进而导致个体发育出相对较小的体形和较深的尾鳍 (Crossland & Shine, 2012; Relyea, 2001; Relyea & Mills, 2001; Relyea, 2000; Relyea & Werner, 1999；Relyea, 2002b; Anholt & Werner, 1995)。

虎纹蛙(*Hoplobatrachus chinensis*)隶属于无尾目 (Anura)蛙科(Ranidae)，通常生活在农田和水沟生境，国内主要分布于华南地区，国外主要为东南亚一带 (Fei et al, 2009)。根据 Geng et al (2002)以及 Lin & Ji (2005)的研究报道，虎纹蛙生活史各时期均具有肉食性、甚至同类相食现象。本文拟以虎纹蛙蝌蚪为捕食者，以与其同域分布的黑眶蟾蜍(*Bufo melanostictus*)蝌蚪和黑斑侧褶蛙蝌蚪为猎物对象，研究虎纹蛙蝌蚪对这两种不同食物类型的喜好，以及在捕食猎物后是否表现相应的学习记忆行为 (learning behavior)。在简明的实验环境中，我们假设：(1)若黑眶蟾蜍蝌蚪毒素对虎纹蛙蝌蚪捕食无影响，那么虎纹蛙蝌蚪将同等对待两种食物，反之，若黑眶蟾蜍蝌蚪毒素对虎纹蛙蝌蚪影响显著 (如可口性)，虎纹蛙蝌蚪将减少对其摄食；(2)若存在学习和记忆行为，虎纹蛙在后续实验中将减少捕食可口性差的黑眶蟾蜍蝌蚪；(3)若黑斑侧褶蛙通过行为(如活动频次、瞬时速度) 来有效减少被捕食几率，则两种蝌蚪的被捕食数量将仍然保持平衡。

1 材料与方法

1.1 实验动物采集与饲养

2011 年 5 月，从丽水学院校园内的临时水塘中收集黑眶蟾蜍和黑斑侧褶蛙受精卵，带回两栖爬行动物实验室，分别孵育于 50 L 容积的不透明塑料箱(60 cm×40 cm×35 cm)，使用 48 h 曝气水。喂食商业鱼粉饲料，每 4 d 换水一次。蝌蚪生长发育至 27～30 历期 (Gosner, 1960)后作为被捕食者用于本实验。

同时，从丽水学院两栖爬行动物实验室收集抱对的虎纹蛙成体，置于 50 L 容积的不透明塑料箱(60 cm×40 cm×35 cm)中产卵，使用 48 h 曝气水，产卵后取出亲本。受精卵孵化并饲养至 38～40 历期后作为捕食者用于本实验。

1.2 实验设计

根据 Nelson et al (2011a)的实验研究方法，随机挑选 24 尾虎纹蛙蝌蚪并随机平均分为实验组(toad-experienced treatment)和第 2 天对照组(2-day control treatment)及第 6 天对照组(6-day control treatment)(图 1)。其中实验组在整个实验期间多次重复捕食黑眶蟾蜍蝌蚪和黑斑侧褶蛙蝌蚪，第 2 天及第 6 天对照组分别于实验开始 1 d 和 5 d 后首次接触食物蝌蚪。

每个实验处理组中的 8 尾虎纹蛙蝌蚪分别单独置于不透明塑料盒中 (30 cm×20 cm×12 cm)，加 48 h 曝气水，水深 4 cm，室温 25～28 ℃，并于实验前禁食 24 h。按照 Álvarez & Nicieza (2009)的方法，第 1 天，为实验组中的每尾虎纹蛙蝌蚪分别提供黑眶蟾蜍蝌蚪和黑斑侧褶蛙蝌蚪各 5 尾作为猎物，第 2 天对照组和第 6 天对照组则用鱼粉饲料喂养。捕食实验时，10：00—11：00，每隔 5 min 记录每个塑料盒内的存活黑眶蟾蜍蝌蚪和黑斑侧褶蛙蝌蚪个数，随后，立即取出存活的猎物蝌蚪并于 1 h 后为每个塑料盒换水，以去除猎物化学信息。第 2 天，在相同的时间点为实验组和第 2 天对照组

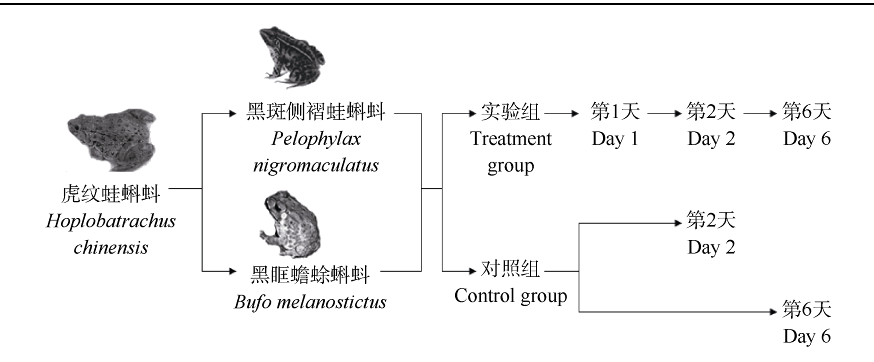


图 1　实验设计流程示意图

Figure 1　Experimental design skeleton

的每尾虎纹蛙蝌蚪分别提供黑眶蟾蜍蝌蚪和黑斑侧褶蛙蝌蚪各 5 尾作为猎物，而第 6 天对照组的虎纹蛙蝌蚪则继续以鱼粉饲料为食物，其余实验程序同第 1 天。第 3、4、5 天，实验组和第 6 天对照组的虎纹蛙蝌蚪用鱼粉饲料喂食。第 6 天，在相同的时间点为实验组和第 6 天对照组的每尾虎纹蛙蝌蚪分别提供 5 尾黑眶蟾蜍蝌蚪和黑斑侧褶蛙蝌蚪各 5 尾作为猎物，其余实验程序同第 1 天。

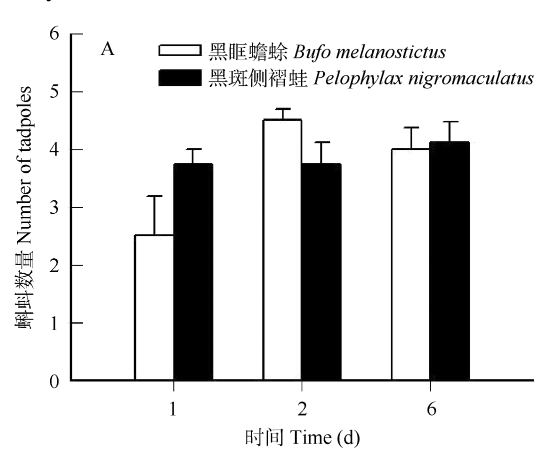
1.3　数据统计

统计前，对数据进行正态性和方差同质性检测。采用分析软件 Statistica 5.0 Software 中的 two-way repeated measure ANOVA 计算黑眶蟾蜍蝌蚪和黑斑侧褶蛙蝌蚪存活率。采用同一分析软件中的 one-way ANOVA 统计猎物蝌蚪物种数据以分析虎纹蛙蝌蚪在不同时间捕食差异的原因。

2　结　果

实验过程的定性观察表明，黑斑侧褶蛙蝌蚪的活动频次明显低于黑眶蟾蜍蝌蚪，而瞬时游泳速度则明显大于黑眶蟾蜍蝌蚪。对照组 (首次接触猎物的实验数据)的 two-way repeated measure ANOVA 结果显示，不同时间 ($F_{2,42}$=3.13，P=0.054)、不同食物 ($F_{1,42}$=3.24，P=0.079)及两者的相互作用 ($F_{2,42}$=1.40，P=0.258)对虎纹蛙蝌蚪捕食的影响均不显著(图 2)。

实验组的 two-way repeated measure ANOVA(不同时间为重复设置)结果显示，不同时间($F_{2,28}$=4.07，P<0.028)虎纹蛙蝌蚪的捕食情况差异显著，表现为第 1 天最多，第 2 天显著减少，第 6 天与第 1 天和第 2 天差异不显著，且不同食物($F_{1,14}$=0.38，P=0.549)和两者的相互作用对($F_{2,28}$=3.26，P=0.054)其捕食影响不显著 (图 2)。为了分析虎纹蛙不同时间捕食差异的原因，进行进一步的统计分析，虎纹蛙捕食黑眶蟾蜍蝌蚪的 one-way ANOVA 显示，第 1 天最多，第 2 天显著减



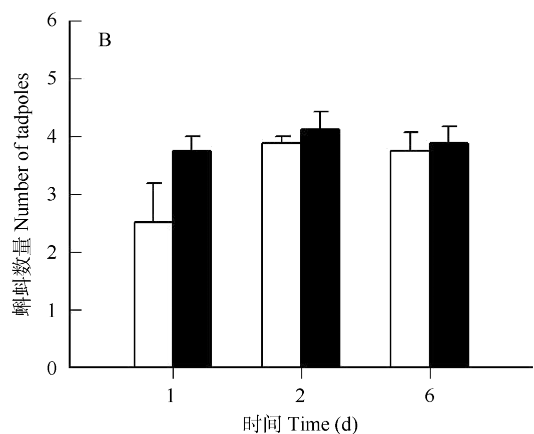


图 2　在实验组 (A)和对照组 (B)中的黑眶蟾蜍和黑斑侧褶蛙蝌蚪的存活数量 (mean+*SE*)比较

Figure 2　Survival rates (mean+*SE*) of *Bufo melanostictus* and *Pelophylax nigromaculatus* tadpoles offered to predators (*Hoplobatrachus chinensis* larvae) in both experimental (A) and control (B) groups.

少，第 6 天与第 1 天和第 2 天差异不显著 ($F_{2,14}$=5.20，P<0.021)。虎纹蛙捕食黑斑侧褶蛙蝌蚪的 one-way ANOVA 显示，不同时间差异不显著 ($F_{2,14}$=0.47，P=0.637)(图 2)。

3 讨 论

捕食作用是捕食者与被捕食者相遇后，前者对后者捕捉、处理和消化的一系列过程 (Relyea, 2001)。许多物种生活在具有多个捕食者的环境中并在其生活史各时期演化出一系列可诱导和形成与减少捕食风险相关的防卫措施 (如行为、形态或生理特征影响捕食者的探测、抓捕和消化)(Dayton et al, 2005)。防卫行为的最重要选择压力可能不由捕食者直接造成，而是由生物环境作为整体或由生物环境与猎物种类的其他生活史特征的相互作用所导致，如生长和发育 (Arendt, 1997)。在这种情况下，本能和防卫目标与猎物自身的生活史特征密切相关。例如，隐蔽色和降低活动水平被认为是物种生长缓慢和延迟生活史历期过渡时间，而依赖于化学防卫的物种不与其觅食活动相冲突，一般生长和发育速度较快 (Arendt, 1997)。

在本研究实验环境中可见虎纹蛙蝌蚪攻击、捕食黑眶蟾蜍蝌蚪和/或黑斑侧褶蛙蝌蚪，进食后所有捕食者个体在整个实验期间全部存活，受到虎纹蛙攻击受伤但未被吞吃的黑眶蟾蜍蝌蚪和黑斑侧褶蛙蝌蚪在种内或种间均未出现相互攻击和吞吃现象。实验第 1 天，虎纹蛙蝌蚪捕食黑眶蟾蜍蝌蚪的数量要多于黑斑侧褶蛙蝌蚪，但差异不显著，由于虎纹蛙首次同时遇到两种食物类型，故可能按照捕食难易程度或近距离原则来捕捉猎物，另一方面，也可能与两种猎物所采用的潜在反捕食策略有关。目前一般认为，被捕食者在应对捕食者时主要采用两种反捕食策略，即行为防卫策略和化学防卫策略 (Álvarez & Nicieza, 2009)。采用行为防卫策略的物种在个体行为上通常表现良好的优越性，如面对捕食者时具有快速的反应能力和拥有很高的游泳或跳跃爆发速度 (Arendt, 2009; Dayton et al, 2005)，而行为表现又与其自身形态特征紧密相关，如尾型和尾大小(Álvarez & Nicieza, 2009; Relyea, 2002b; Wilson & Franklin, 2000; Van Buskirk & McCollum, 2000)。另一方面，被捕食者也可以通过减缓生长发育或减少活动水平来应对捕食者 (Arendt, 2009; Dayton et al, 2005; Richardson, 2001)。虽然本次实验我们未收集两个物种的形态和行为表现 (游泳)数据，但从本实验定性直接观察中可见分泌毒素的黑眶蟾蜍蝌蚪活动频次高于黑斑侧褶蛙蝌蚪，但其面对攻击时的逃避瞬时速度低于后者，因此，两者的最终被捕食数量无明显差异。第 1 天实验时虎纹蛙蝌蚪基本上同等对待两种猎物蝌蚪，验证了第一个假设，同时，黑眶蟾蜍蝌蚪在第 1 天实验时受到虎纹蛙攻击和捕食的频次或数量多于黑斑侧褶蛙蝌蚪就很容易理解了。在第 2 天实验时，黑眶蟾蜍蝌蚪的被捕食数量显著减少，此时，具有毒素的黑眶蟾蜍蝌蚪可能表现明显的化学防卫策略，虎纹蛙蝌蚪也可能表现行为记忆能力 (Nelson et al, 2011b)，即通过第 1 天的捕食尝试后尽量避免可口性差的食物，这个结果似乎验证了我们的第二个假设，但有意思的是，我们发现实验组黑眶蟾蜍蝌蚪在第 6 天实验时的被捕食个体数量比例又有所上升。该结果可能是由于短时间后捕食者虎纹蛙蝌蚪丢失了学习记忆能力，又重新尝试吞吃可口性差的猎物。另一方面，相对于黑斑侧褶蛙蝌蚪，黑眶蟾蜍蝌蚪的敏感性较低，活动频次较大，因此，黑眶蟾蜍蝌蚪本身就较易受到攻击和吞吃。在此种情况下，利用化学防卫要优于行为和形态防卫 (Nelson et al, 2011a; Nelson et al, 2011b; Crossland, 1998)。因此，对于黑眶蟾蜍蝌蚪，化学防卫可能弥补了它们游泳表现和敏感性的不足，另一方面，黑斑侧褶蛙蝌蚪可能因具有较大的瞬时速度和较低的活动频次而采用行为防卫机制，有利于它们有效逃避虎纹蛙蝌蚪的捕食，导致最终两者被虎纹蛙捕食的数量比例相近，从而验证了第三个假设。

综上所述，捕食者虎纹蛙蝌蚪在进食具有毒素的黑眶蟾蜍蝌蚪以后，能够在短时间内减少选择这种可口性差的食物，具有短时间的记忆行为，但总体上对两种猎物蝌蚪的选择无明显倾向性，这可能是由于黑斑侧褶蛙所采用的行为防卫机制降低了被捕食风险。即两个物种在面对其共同捕食者或天敌时将采取不同的反捕食策略，如行为表现和化学防卫。这些结果将为这三种两栖类动物行为生态学的进一步研究提供基础数据。

致谢：感谢赵丽华和马小浩对本研究工作的帮助。

参考文献：

Álvarez D, Nicieza AG. 2006. Factors determining tadpole vulnerability to predators: Can prior experience compensate for a suboptimal shape? *Evol Ecol,* **20**(6): 523-534.

Álvarez D, Nicieza AG. 2009. Differential success of prey escaping predators: tadpole vulnerability or predator selection? *Copeia,* **2009**(3): 453-457.

Anholt BR, Werner EE. 1995. Interaction between food availability and predation mortality mediated by adaptive behavior. *Ecology,* **76**(7): 2230-2234.

Arendt JD. 2009. Influence of sprint speed and body size on predator avoidance in New Mexican spadefoot toads (*Spea multiplicata*). *Oecologia,* **159**(2): 455-461.

Arendt JD. 1997. Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. *Quart Rev Biol*, **72**(2): 149-177.

Charnov EL, Orians GH, Hyatt K. 1976. Ecological implications of resource depression. *Am Nat,* **110**(972): 247-259.

Cody ML. 1974. Optimization in ecology. *Science,* **183**(4130): 1156-1164.

Crossland MR. 1998. Ontogenetic variation in toxicity of tadpoles of the introduced toad *Bufo marinus* to native Australian aquatic invertebrate predators. *Herpetologica,* **54**(3): 364-369.

Crossland MR, Shine R. 2012. Embryonic exposure to conspecific chemicals suppresses cane toad growth and survival. *Biol Lett,* **8**(2): 226-229.

Daly JW. 1995. The chemistry of poisons in amphibian skin. *PNAS,* **92**(1): 9-13.

Dayton GH, Saenz D, Baum KA, Langerhans RB, DeWitt TJ. 2005. Body shape, burst speed and escape behavior of larval anurans. *Oikos,* **111**(3): 582-591.

Duellman WE, Trueb L. 1986. Biology of Amphibians. New York: McGraw-Hill.

Fei L, Hu SQ, Ye C, Huang YZ. 2009. Fauna Sinica: Amphibia: Vol. 2: Anura. Beijing: Science Press (in Chinese).

Geng BR, Ke FJ, Liu ZB. 2002. The study of feeding habits and behavior of *Hoplobatrachus rugulosus*. *J Fujian Teach Univ (Nat Sci Ed),* **18**(3): 73-76 (in Chinese).

Gosner KL. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica,* **16**(3): 183-190.

Hossie TJ, Ferland-Raymond B, Burness G, Murray DL. 2010. Morphological and behavioural responses of frog tadpoles to perceived predation risk: A possible role for corticosterone mediation? *Ecoscience,* **17**(1): 100-108.

Johansson F, Lederer B, Lind MI. 2010. Trait performance correlations across life stages under environmental stress conditions in the common frog, *Rana temporaria*. *PLoS ONE,* **5**(7): e11680.

Kats LB, Dill LM. 1998. The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience,* **5**(3): 361-394.

Lima, SL, Dill LM. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can J Zool,* **68**(4): 619-640.

Lin ZH, Ji X. 2005. Sexual dimorphism in morphological traits and food habits in tiger frogs, *Hoplobatrachus rugulosus* in Lishui, Zhejiang. *Zool Res,* **26**(3): 255-262 (in Chinese).

Lind J, Cresswell W. 2005. Determining the fitness consequences of antipredation behavior. *Behav Ecol,* **16**(5): 945-956.

Nelson DWM. 2008. *Bufo* for breakfast: how cane toads affect native predators and their prey. BSc Honours thesis. Sydney: School of Biological Sciences, University of Sydney.

Nelson DWM, Crossland MR, Shine R. 2011a. Foraging responses of predators to novel toxic prey: effects of predator learning and relative prey abundance. *Oikos,* **120**(1): 152-158.

Nelson DWM, Crossland MR, Shine R. 2011b. Behavioural responses of native predators to an invasive toxic prey species. *Austr Ecol,* **36**(6): 605-611.

Nicieza AG. 2000. Interacting effects of predation risk and food availability on larval anuran behaviour and development. *Oecologia,* **123**(4): 497-505.

Orizaola G, Dahl E, Laurila A. 2012. Reversibility of predator-induced plasticity and its effect at a life-history switch point. *Oikos,* **121**(1): 44-52.

Pulliam HR. 1974. On the theory of optimal diets. *Am Nat,* **108**(950): 59-75.

Relyea RA, Werner EE. 1999. Quantifying the relation between predator-induced behavior and growth performance in larval anurans. Ecology, **80**(6): 2117-2124.

Relyea RA. 2000. Trait-mediated indirect effects in larval anurans: reversing competition with the threat of predation. *Ecology,* **81**(8): 2278-2289.

Relyea RA. 2001. The relationship between predator risk and antipredator responses in larval anurans. *Ecology,* **82**(2): 541-554.

Relyea RA, Mills N. 2001. Predator-induced stress makes the pesticide carbaryl more deadly to grey treefrog tadpoles (*Hyla versicolor*). *PNAS,* **98**(5): 2491-2496.

Relyea RA. 2002a. The many faces of predation: how induction, selection, and thinning combined to alter prey phenotypes. *Ecology,* **83**(7): 1953-1964.

Relyea RA. 2002b. Competitor-induced plasticity in tadpoles: consequences, cues, and connections to predator-induced plasticity. *Ecol Monogr,* **72**(4): 523-540.

Richardson JML. 2001. A comparative study of activity levels in larval anurans and response to the presence of different predators. *Behav Ecol,* **12**(1): 51-58.

Schlichting CD, Pigliucci M. 1998. Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Stein RA. 1977. Selective predation, optimal foraging, and the predator-prey interaction between fish and crayfish. *Ecology,* **58**(6): 1237-1253.

Tollrian R, Harvell CD. 1999. The ecology and evolution of inducible defenses. Princeton NJ: Princeton University Press.

Van Buskirk J, McCollum SA, Werner EE. 1997. Natural selection for environmentally-induced phenotypes in tadpoles. *Evolution,* **51**(6): 1983-1992.

Van Buskirk J, Relyea RA. 1998. Natural selection for phenotypic plasticity: predator-induced morphological responses in tadpoles. *Biol J Linn Soc,* **65**(3): 301-328.

Van Buskirk J, McCollum SA. 2000. Influence of tail shape on tadpole swimming performance. *J Exp Biol,* **203**(Pt 14): 2149-2158.

Warkentin KM. 1995. Adaptive plasticity in hatching age: a response to predation risk trade-offs. *PNAS,* **92**(8): 3507-3510.

Wellborn GA. 1994. Size-biased predation and prey life histories: a comparative study of freshwater amphipod populations. *Ecology,* **75**(7): 2104-2117.

Wilson RS, Franklin CE. 2000. Effect of ontogenetic increases in body size on burst swimming performance in tadpoles of the striped marsh frog, *Limnodynastes peronii*. *Physiol Biochem Zool,* **73**(2): 142-152.

Yamaguchi W, Kondoh M, Kawata M. 2011. Effects of evolutionary changes in prey use on the relationship between food web complexity and stability. *Popul Ecol,* **53**(1): 59-72.